

藜科植物的起源、分化和地理分布*

朱格麟

(西北师范大学植物研究所, 兰州 730070)

ORIGIN, DIFFERENTIATION, AND GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE CHENOPODIACEAE

Zhu Ge-lin

(Institute of Botany, Northwest Normal University, Lanzhou 730070)

Abstract Numbers of species and genera, endemic genera, extant primitive genera, relationship and distribution patterns of presently living Chenopodiaceae (two subfamilies, 12 tribes, and 118 genera) are analyzed and compared for eight distributional areas, namely central Asia, Europe, the Mediterranean region, Africa, North America, South America, Australia and East Asia.

The Central Asia, where the number of genera and diversity of taxa are greater than in other areas, appears to be the center of distribution of extant Chenopodiaceae. North America and Australia are two secondary centers of distribution.

Eurasia has 11 tribes out of the 12, a total of 70 genera of extant chenopodiaceous plants, and it contains the most primitive genera of every tribe. *Archiatrilex* of Atripliceae, *Hablitzia* of Hablitzeae, *Corispermum* of Corispermeae, *Camphorosma* of Camphorosmeae, *Kalidium* of Salicornieae, *Polecnemum* of Polycnemeae, *Alexandra* of Suaedeae, and *Nanophyton* of Salsoleae, are all found in Eurasia. The Beteae is an Eurasian endemic tribe, demonstrating the antiquity of the Chenopodiaceae flora of Eurasia. Hence, Eurasia is likely the place of origin of chenopodiaceous plants.

The presence of chenopodiaceous plants is correlated with an arid climate. During the Cretaceous Period, most places of the continent of Eurasia were occupied by the ancient precursor to the Mediterranean, the Tethys Sea. At that time the area of the Tethys Sea had a dry and warm climate. Therefore, primitive Chenopodiaceae were likely present on the beaches of this ancient land. This arid climatic condition resulted in differentiation of the tribes Chenopodieae, Atripliceae, Comphorosmeae, Salicornieae, etc., the main primitive

* 国家自然科学基金资助重大项目。

1995-04-12 收稿。

tribes of the subfamily Cyclolobeae. Then following continental drift and the Laurasian and Gondwanan disintegration, the Chenopodiaceae were brought to every continent to propagate and develop, and experience the vicissitudes of climates, forming the main characteristics and distribution patterns of recent continental floras.

The tribes Atripliceae, Chenopodieae, Camphorosmeae, and Salicornieae of recent Chenopodiaceae in Eurasia, North America, South America, southern Africa, and Australia all became strongly differentiated. However, Australia and South America, have no genera of Spirolobeae except for a few maritime *Suaeda* species. The Salsoleae and Suaedeae have not arrived in Australia and South America, which indicates that the subfamily Spirolobeae developed in Eurasia after Australia separated from the ancient South America-Africa continent, and South America had left Africa. The endemic tribe of North America, the tribe Sarcobateae, has a origin different from the tribes Salsoleae and Suaedeae of the subfamily Spirolobeae. Sarcobateae flowers diverged into unisexuality and absence of bractlets. Clearly they originated in North America after North America had left the Eurasian continent. North America and southern Africa have a few species of *Salsola*, but none of them have become very much differentiated or developed, so they must have arrived through overland migration across ancient continental connections. India has no southern African Chenopodiaceae floristic components except for a few maritime taxa, which shows that when the Indian subcontinent left Africa in the Triassic period, the Chenopodiaceae had not yet developed in Africa. Therefore, the early Cretaceous Period about 120 million years ago, when the ancient Gondwanan and Laurasian continents disintegrated, could have been the time of origin of Chenopodiaceae plants.

The Chinese flora of Chenopodiaceae is a part of Chenopodiaceae flora of central Asia. *Cornulaca alaschnica* was discovered from Gansu, China, showing that the Chinese Chenopodiaceae flora certainly has contact with the Mediterranean Chenopodiaceae flora. The contact of southeastern China with the Australia Chenopodiaceae flora, however, is very weak.

Key words Chenopodiaceae; Origin; Differentiation; Distribution

摘要 全球藜科植物共约 130 属 1500 余种,广泛分布于欧亚大陆、南北美洲、非洲和大洋洲的半干旱及盐碱地区。它基本上是一个温带科,对亚热带和寒温带也有一定的适应性。本文分析了该科包含的 11 族的系统位置和分布式样,以及各个属的分布区,提出中亚区是现存藜科植物的分布中心;原始的藜科植物在古地中海的东岸即华夏陆台(或中国的西南部)发生,然后向干旱的古地中海沿岸迁移、分化,产生了环胚亚科主要族的原始类群;起源的时间可能在白垩纪初,冈瓦纳古陆和劳亚古陆进一步解体的时期。文章对其迁移途径及现代分布式样形成的原因进行了讨论。

关键词 藜科;起源;分化;地理分布

藜科是被子植物的大科之一,分布很广,几乎两半球的温带、亚热带、寒温带都有它们的踪迹。因此近一个多世纪来对于藜科的研究很多,在各大洲区域性的植物志中都有较

大的分量(孔宪武等, 1979; Tutin, 1964; Iljin, 1936; Standley, 1916; Hooker, 1890; Wilson, 1884), 有的属也有地区性的专著问世(Osmond *et al.*, 1980; Frankton *et al.*, 1968; Hall *et al.*, 1923; Moquin, 1840)。Moquin (1849)、Hooker (1880)、Volkens (1892)以及 Ulbrich (1934)先后建立了科的分类系统。但由于藜科植物是全球性的科又是由虫媒花向风媒花过渡的一群, 花器官变得微小且多变异, 研究的难度较大, 种属划分和系统未尽清楚和自然。近年来在利用形态学、解剖学、化学、孢粉学、细胞学和遗传学等手段的研究方面也取得了进展(Sanderson *et al.*, 1988; Stutz *et al.*, 1987; Osmond *et al.*, 1980; Nowicke *et al.*, 1977; Frankton *et al.*, 1955), 但仍仅限于局部的资料积累。本科多为草本, 并生长在干旱地区, 缺乏化石材料, 给本科植物起源问题的研究带来一定困难。本文仅根据属种的现代分布格局以及它们之间的亲缘关系来分析讨论本科的起源、分化及迁移分布规律。

全球藜科植物共约 130 个属 1500 余种, 广泛分布于欧亚大陆、南北美洲、非洲和大洋洲的半干旱及盐碱地区。它基本上是一个温带科, 对亚热带和寒带也有一定的适应性, 其分布区如图 1。在北半球, 欧亚大陆分布区的北界从英国的 Shetland 岛、俄罗斯的圣彼得堡到东西伯利亚的 Magadan 一线, 约北纬 60° 。北美洲分布区的北界在美国阿拉斯加半岛的南岸, 加拿大 Alberta 和 Manitoba 州的北部边界至纽芬兰岛一线, 也在北纬 60° 线上。个别种, 如 *Monolepis asiatica* Fisch. et Mey. 到达东西伯利亚的 Nizhne-Kolymsk, 约北纬 67° ; *Atriplex praecox* Hulp. 到达挪威、瑞典、芬兰、冰岛及格陵兰, 和北极圈相一致。欧亚大陆分布区的南界是从印度北部到中国云南一线, 约北纬 25° 。北美洲分布区的南界是墨西哥中部和美国佛罗里达州一线, 纬度与欧亚大陆基本相同, 约与北回归线一致。大洋洲分布区的南界在澳大利亚的塔斯马尼亚岛和新西兰的南部。非洲分布区的南界在非洲的最南端。南美洲分布区的南界到阿根廷的火地岛和智利的最南端, 约南纬 55° 。

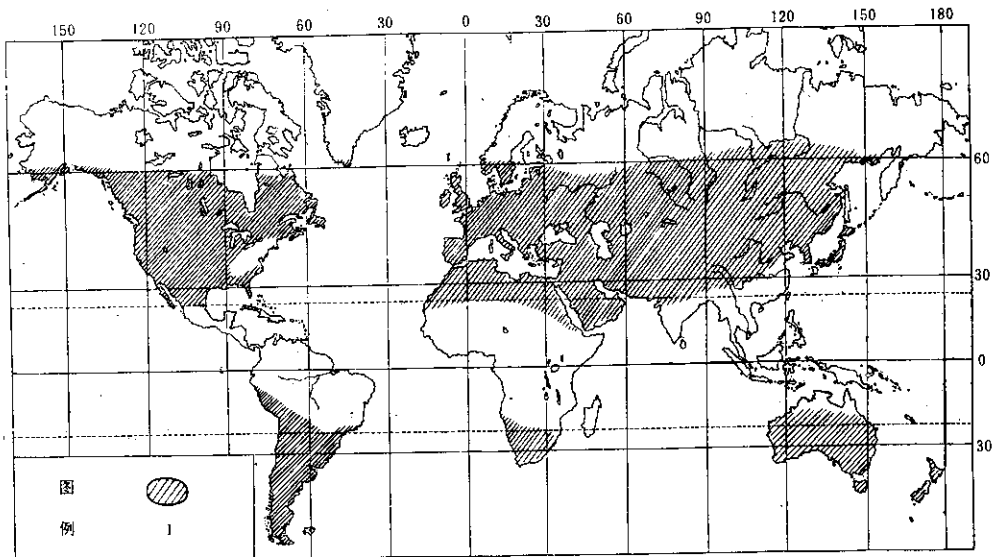


图 1 藜科的分布区

Fig. 1 Distribution of Chenopodiaceae

沿赤道两侧各 20° 内一般无藜科植物, 只是沿着海岸线有少数海岸特有藜科的种类,

或者有高山的地方如南美洲的秘鲁和玻利维亚也有一些藜科植物。

在垂直分布方面,藜科植物主要分布在海拔 300~2000 m 之间的地段。个别种类如小果滨藜 *Microgynoecium tibeticum* J. D. Hook. 分布在 4000 m 以上的高山,青藏高原最高的分布记录达到 5050 m。

1 族的系统位置及其分布式样

1.1 千针苋族 *Hablitzieae* Ulbr. 属于环胚亚科,共含 4 个属。*Hablitzia* M. B. 分布于欧洲。*Aphanisma* Natt. 为北美洲特有。*Oreobliton* Dur. & Moq. 仅生长于地中海沿岸的阿尔及利亚。千针苋属 *Acroglochis* Schiad. 分布于中国中南和西南至印度北部(图 2:1)。本族植物共同特征是胞果的果皮成熟时革质并呈环状周裂。一般认为本族是藜科中较原始的族。周裂的胞果显示与苋科有着一定的联系。花两性,有正常的 5 裂的花被及扁平型的叶都表现出与藜族有着较近的亲缘关系,很可能与藜族有着共同的起源。

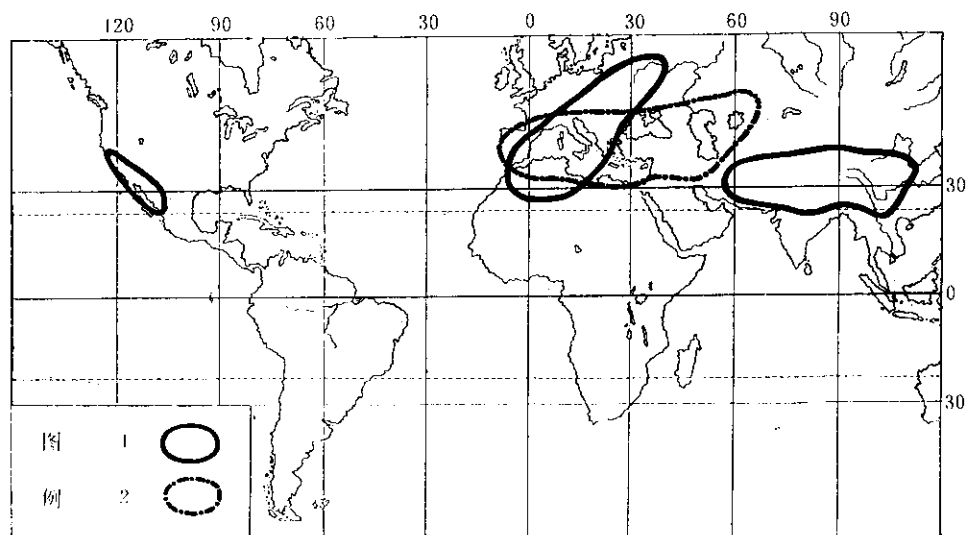


图 2 千针苋族(1)和甜菜族(2)的分布区
Fig. 2 Distribution of Tribe Hablitzieae (1) and Tribe Beteae (2)

1.2 甜菜族 *Beteae* Moq. 是环胚亚科的族,仅 1 属约 10 种。分布于亚洲西部、欧洲和地中海沿岸(图 2:2)。其主要特征是花两性,簇生,无小苞片,花被下部与子房合生,合生部分在果时增厚并硬化。两性花,无小苞片,这些特征显示它与藜族有着极密切的亲缘关系。中国无野生种。栽培的甜菜起源于地中海东岸地区。

1.3 藜族 *Chenopodieae* C. A. Mey. 是环胚亚科的族,共约 14 属。植物体表面被单细胞的泡状水毛(干后呈糠秕状粉层),少数种被腺毛。花两性或杂性,有正常的花被,少数较进化的属已分化成单性花。雌花的花被呈特化的形状。藜属 *Chenopodium* L. 是本族最原始的属,约 250 种,亚洲、欧洲、北美洲、南美洲、非洲和大洋洲都有其种群存在。*Blitum* L. 为欧洲和北美洲共有;*Monolepis* Schrad. 为北美洲和亚洲共有属;*Cycloloma* Moq., *Meiomeria* Standley, *Suckleya* A. Gray 和 *Grayia* H. & A. 是北美洲特有属;*Dysphania* R.

Br., *Einadia* Raf., *Rhagodia* R. Br. 和 *Scleroblitum* Ulbr. 是大洋洲特有属; *Holmbergia* C. M. Hicken 和 *Roubieva* Moq. 为南美洲特有(图 3:1)。

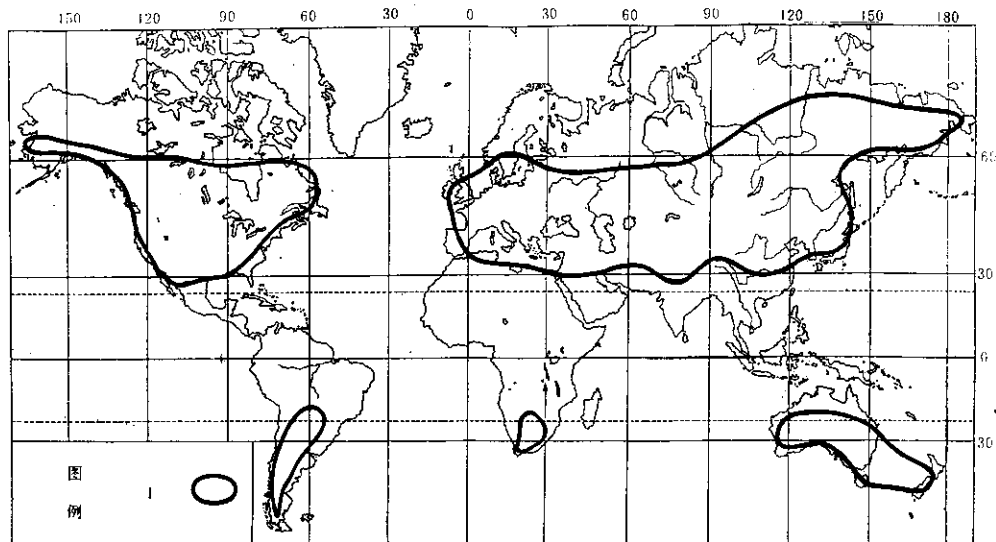


图 3 藜族的分布区
Fig. 3 Distribution of Tribe Chenopodieae

本族与滨藜族有着较近的亲缘关系,植物体被单细胞的泡状毛被物和扁平型的叶与滨藜族一致。只是滨藜族的花分化成单性,雌花由 2 枚对生的苞片保护着,因而花被退化乃至消失。在榆钱菠菜 *Atriplex hortensis* L. 上还保留着具有像藜属花那样具正常花被的雌花和不育的退化雄蕊。这一事实显示藜族可能是滨藜族的祖先。本族在中国只有藜属,共 17 种。

1.4 滨藜族 Atripliceae C. A. Mey. 是环胚亚科中比较进化的一个族,同藜族的关系密切。两个族植物的表皮毛大都是单细胞的泡状水毛,叶为扁平型,花粉形态也极相似。但滨藜族的植物均为单性花,雌雄同株,雌花的苞片特化成多样形态,花被消失,仅较原始的属还残存退化的花被。而藜族几乎全为两性花,花被通常 5 裂或具 1~4 个花被片,果皮和种皮常常特化。因此,滨藜族似乎是藜族的两性花向单性花、花具正常花被向花被退化乃至花被消失分化的一群。滨藜族是一个亚洲、欧洲、非洲、北美洲、南美洲和大洋洲间断分布的共有族,共 10 属。始滨藜属 *Archatriplex* G. L. Chu 和小果滨藜属 *Microgynoecium* J. D. Hook 为亚洲特有属。其始滨藜属是本族中最原始的属,一个唯一的被发现的种的居群生长在中国四川省南坪县的隆康乡附近,海拔 2100 m,具花被的雌花数个簇生在叶状苞片的基部。*Cremnophyton* Brullo & Pavone 为地中海沿岸特有属,和北美洲的 *Zuckia* Standley 有联系,花序中每个雌花有一个苞片; *Halimione* Aellen 主要在欧洲,一个种分布到中亚。*Endolepis* Torr., *Zuckia* Standly, 和 *Proatriplex* (Weber) Stutz & Chu 分布于北美洲,其中 *Proatriplex* 和 *Endolepis* 属的雌花生在两个苞片之间,而且每个雌花还保持着花被。*Exomis* Fenzl 和 *Manochlamy* Aellen 分布于非洲南部,也是雌花还保留着残存花被片的属。滨藜属 *Atriplex* L. 是本族中最进化的一个属并得到充分的分化,约 250 种,

亚洲、欧洲、北美洲、南美洲、非洲和大洋洲都有它们的种群。北美洲和大洋洲是它们最大的两个繁衍分化中心,分别各含 80 种和 58 种(图 4:1)。本属植物的雌花已经完全没有花被了,子房被 2 片边缘不同程度连合的叶状或特化成各种形状的苞片包围着,而且大部分的种适应干旱环境,成为碳 4 植物,叶具 Kranz 的维管束结构。

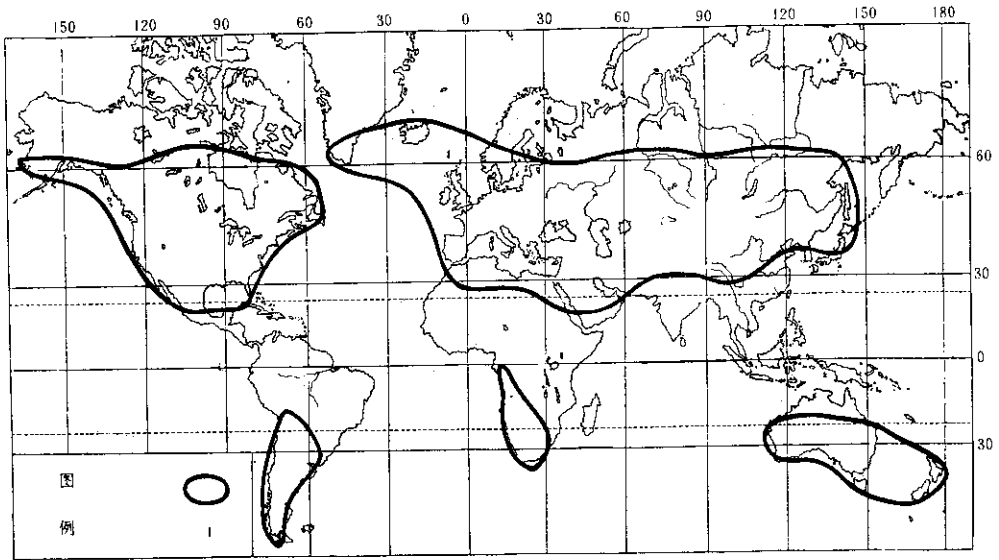


图 4 滨藜族的分布区

Fig. 4 Distribution of Tribe Atripliceae

1.5 樟味藜族 *Camphorosmeae* Moq. 是环胚亚科的族,共约 22 属,其中棉藜属 *Kirilowia* Bunge、绒藜属 *Londesia* Fisch. et Mey. 和齿兜藜属 *Pandertia* Fisch. & Mey. 为亚洲特有属;雾冰藜属 *Bassia* All. 和樟味藜属 *Camphorosma* L. 为欧亚大陆共有属; *Chenolea* Thunb. 是非洲特有属。地肤属 *Kochia* Roth 为欧亚大陆、北美洲共有属,其余的 *Maireana* Moq. 等 14 个属均为大洋洲特有属(图 5:2)。本族植物均被柔毛,较进化的属出现分枝状毛,花两性、杂性到单性,无小苞片,花被在果时背面通常生翅状或刺状附属物。樟味藜属是本族中最原始的属,花两性,花被 4 裂,果时花被片背面不生附属物。本族在大洋洲得到了强烈分化,所有属的花被都呈特化型。本族大部分属的植物的叶都具有 Kranz 的解剖构造,即为碳 4 植物。

1.6 虫实族 *Corispermeae* Moq. 是环胚类的族,植物体均被分枝状毛,花两性,较进化的属分化为单性,单生叶腋,有膜质的花被片,无小苞片,种子直立,胚根向下。本族共 6 个属,主要分布于亚洲和欧洲(图 6:1),只有虫实属 *Corispermum* L. 的个别种出现在美国和加拿大的西部。虫实属是本族中最原始的属,花为两性花,有 1~3 枚膜质的花被片,胞果先端具 2 喙尖。*Anthochlamys* Fenzl 属为亚洲西部特有,其胞果圆形,有环绕的翅,无喙尖,比虫实属进化。沙蓬属 *Agriophyllum* Bieb. ex C. A. Mey. 分布于欧亚大陆,花序呈密穗状。轴藜属 *Axyris* L. 也是欧亚大陆的特有属,花分化成单性,雌花具 3~4 个膜质的花被片,种子直生,顶端具冠状附属物,植物体的星状毛被物等特征显示它应为本族的成员,与虫实属有着密切的关系,只不过是花分化成单性。绿绒藜属 *Ceratoides* (Tourn.)

Gagnebin 为欧亚大陆和北美洲共有属,花的构造近似樟味藜属 *Camphorosma* L., 但叶无 Kranz 的解剖构造, 应归于本族。中国有虫实属约 26 种, 沙蓬属 3 种和轴藜属 3 种, 绿绒藜属 4 种。

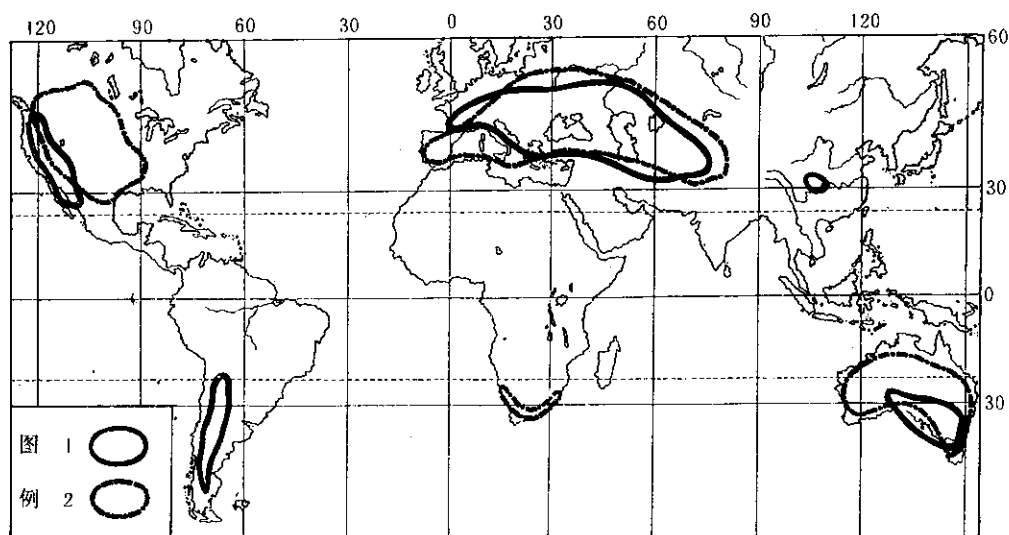


图 5 多节草族(1)和樟味藜族(2)的分布区
Fig. 5 Distribution of Tribe Polynemeae (1) and Tribe Camphorosmeae (2)

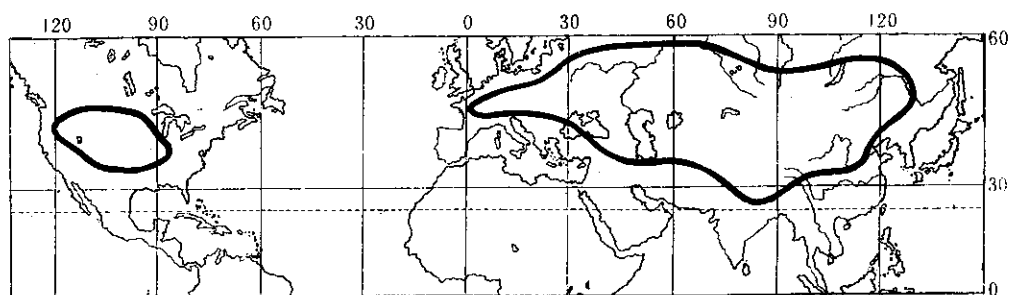


图 6 虫实属的分布区
Fig. 6 Distribution of Tribe Corispermaceae

1.7 盐角草族 Salicornieae Dum. 是环胚亚科的族, 共约 16 属, 亚洲、欧洲、南北美洲、非洲和大洋洲都有它们的代表。本族植物是适应盐碱生境的一群, 叶及苞片退化呈圆柱状或疣状并变成肉质。其共同特征是花两性, 1 或 2~3 个簇生于肥厚的苞腋, 集成圆柱状的穗状花序。盐爪爪属 *Kalidium* Moq.、盐节木属 *Halostachys* C. A. Mey. 和盐千屈菜属 *Halopeplis* Bunge ex Ung. -Sternb. 为欧亚大陆共有属, *Allenrolfea* Kuntze 为北美洲特有属, *Heterostachys* Ung. -Sternb. 出现在古巴和南美洲的阿根廷。 *Arthrocneum* Moq. 为非洲、欧洲和北美洲共有。盐角草属 *Salicornia* L. 为欧亚大陆、北美洲和非洲共有。其余的属 *Halosarcia* P. G. Wilson, *Pachycornia* J. D. Hook., *Sarcocornia* A. J. Scott, *Sclerostegia* P. G. Wilson, *Tecticornia* J. D. Hook. 和 *Tegicornia* P. G. Wilson 均为大洋洲特有属 (图 7:1)。本族植物的花均为两性花, 通常数个簇生苞腋, 从这一点来看本族还是较原始

的,孢粉形态与多节草族十分相似。

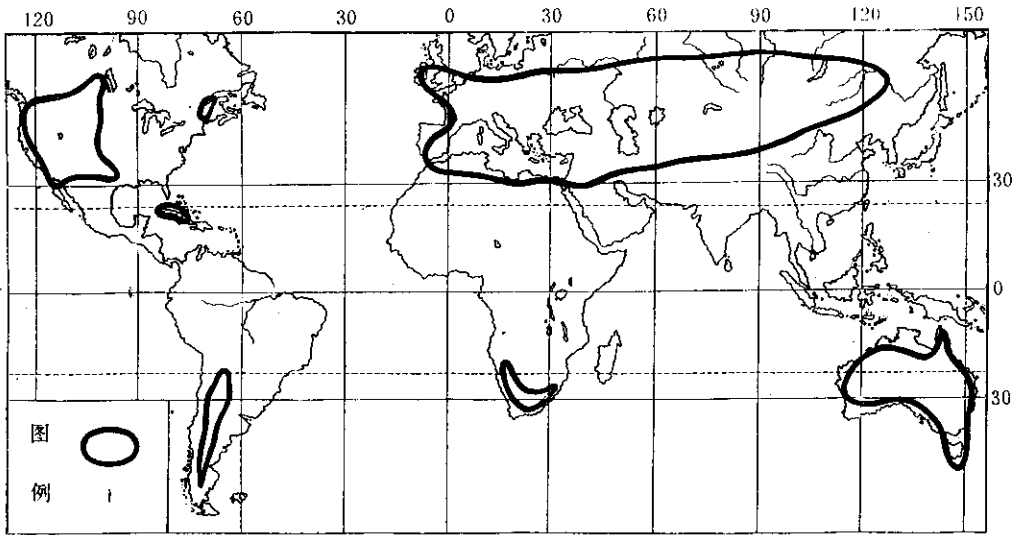


图 7 盐角草族的分布区
Fig. 7 Distribution of Tribe Salicornieae

1.8 多节草族 Polycnemeae Dum. 属环胚亚科, 仅含 4 属, 苞藜属 *Baolia* Kung & G. L. Chu 为亚洲特有属, 仅生长于甘肃南部的迭部县, 属于中国暖温带落叶阔叶和针叶混交林带的山谷阳山坡, 海拔 1900 m 左右, 其叶为扁平叶, 小苞片鳞片状, 是本族中最原始的属。多节草属 *Polycnemum* L. 共 5 种, 分布于欧洲、地中海沿岸、中亚至西伯利亚, 我国新疆的西北边陲是其分布区的东部边缘。*Nitrophila* S. Wats. 共 4 种, 2 种为北美洲特有, 分布于美国西部及墨西哥, 其余 2 种出现于南美洲的阿根廷。*Hemichroa* R. Br. 共 3 种, 均在大洋洲(图 8:1), 后三个属都是生长在荒漠或盐碱地, 具有适应干旱生境的特征。本族共同特征是花两性, 每朵花具 2 枚小苞片和 1 枚苞片, 这一特征是环胚亚科中独一无二的, 而这一特征是螺胚亚科的碱蓬族 Suaedeae Reich. 和猪毛菜族 Salsoleae C. A. Mey. 植物所共有的, 而且孢粉形态也与螺胚亚科中的猪毛菜族的孢粉极为相似, 因此本族可能是螺胚亚科中猪毛菜族和碱蓬族的祖先或与其有着共同的起源。

1.9 Sarcobateae 族 是螺胚亚科的族, 仅 1 属 *Sarcobatus* Nees, 含 1 种和 1 变种, 为北美洲特有, 广布于墨西哥北部、美国西部至加拿大的南部(图 8:2), 生于盐碱土。本族的花分化成单性, 雄花在当年生枝的顶端集成穗状花序, 无花被, 苞片三角状盾形, 每个苞片托 3 个雄蕊。雌花单生于叶腋, 无小苞片, 花被完全与子房融合, 果时从中部生出横的翅状附属物, 幼嫩的枝叶被有稀疏的分枝状毛。雌花的结构与北美洲特有属 *Grayia* H. & A. 有相似之处。

1.10 碱蓬族 Suaedeae Reich. 是螺胚亚科的族, 共 4 属, *Alexandra* Bunge 和异子蓬属 *Borsczowia* Bunge 是中亚特有属, *Bienertia* Bunge 系欧亚大陆共有属, 唯碱蓬属 *Suaeda* Forsk. 在亚洲、欧洲、北美洲、南美洲、非洲和大洋洲都有其踪迹, 但以欧亚大陆最为丰富, 约 35 种, 其次是北美洲约 17 种(图 9:1)。非洲、南美洲和大洋洲各仅有个别特有种,

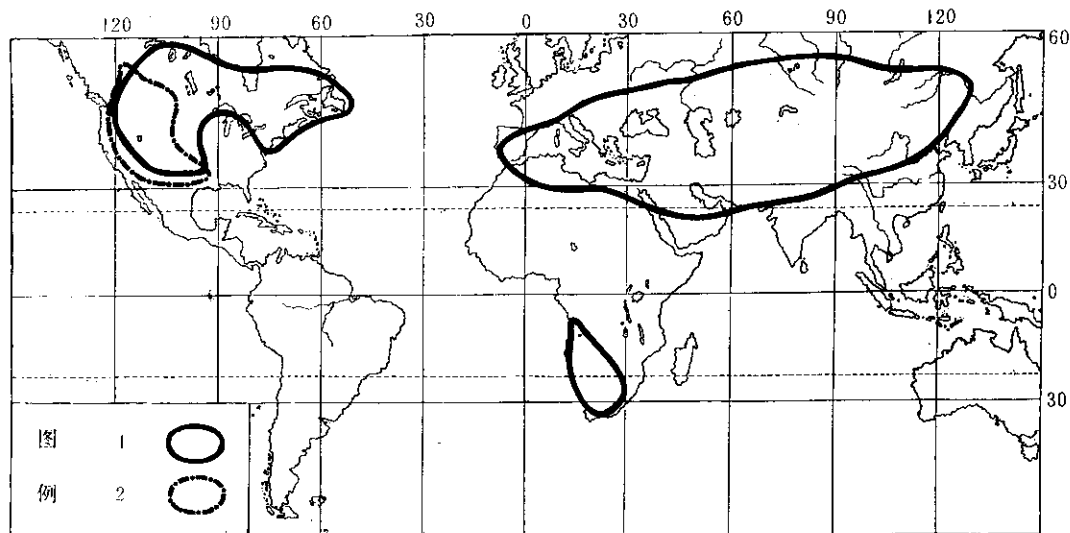


图 8 猪毛菜族(1)和 Sarcobateae 族(2)的分布区
Fig. 8 Distribution of Tribe Salsoleae (1) and Tribe Sarcobateae (2)

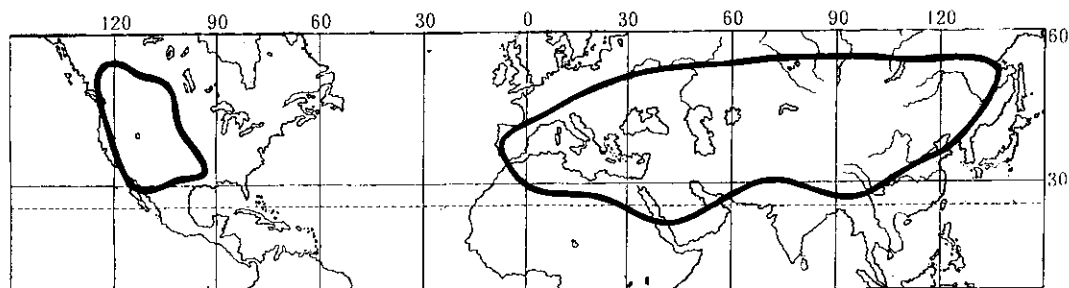


图 9 碱蓬族的分布区
Fig. 9 Distribution of Tribe Suaedeae

而且都是海岸植物,种的起源、迁移和分布可能具有独特的历史渊源。从现在的分布格局来看,碱蓬属应是欧亚大陆起源的属。

碱蓬族植物由两性花到单性花,具有正常的通常 5 裂的花被,每花下各有 2 枚膜质的小苞片,这一特征与环胚亚科中的多节草族相同,所以本族很可能起源于多节草族。

1.11 猪毛菜族 Salsoleae C. A. Mey. 是螺胚亚科中最繁盛的一群,共约 32 个属,几乎全部分布于欧亚大陆(图 8:1)。只有猪毛菜属 *Salsola* L. 在北美洲出现两个替代种,近年来南部非洲相继描述了一些本土特有种,大洋洲和南美洲则完全缺乏。因此猪毛菜族看来是欧亚大陆起源的一群。猪毛菜族植物的共同特征是花两性,单生叶腋,每花各有 2 个发达的小苞片护卫,多数属的花被片背面在结果时发育出一个疣状、翅状或刺状的附属物,雄蕊的药隔也多突出乃呈泡状或囊状的形态,并具彩色。特别是花具小苞片这一点与环胚

表 1 藜科诸族植物在各区分布的属及其种数

Table 1 Distribution of genera and its specific number of Chenopodiaceae in floristic of the world

亚科 Sub-family	族 Tribe	属 Genus	东亚区 East- ern Asia- tic Re- gion	中亚区 Cen- tral Asia- tic Re- gion	欧洲区 Euro- pe Re- gion	地中海区 Medit- erran- ean Re- gion	北美区 North Ameri- can Re- gion	南美区 South Ameri- can Re- gion	非洲区 Africa Re- gion	大洋 洲区 Oceania Re- gion
环 胚 亚 科	千针苋族 Hablitzzeae	<i>Hablitzia</i> M. B.			1					
		<i>Oreobliton</i> Dur. & Moq.				1				
		<i>Aphanisma</i> Nutt.					1			
		<i>Acroglöchin</i> Schrad.	1							
	甜菜族 Beteae	<i>Beta</i> L.		1	5	6				
	藜族 Chenopod- ileae	<i>Chenopodium</i> L.	8	20	22	11	50		10	14
		<i>Blitum</i> L.			2		1			
		<i>Monolepis</i> Schrad.	1				3			
		<i>Meiomeria</i> Standley.					1			
		<i>Cycloloma</i> Moq.					1			
		<i>Roubieva</i> Moq.						1		
		<i>Lophiocarpus</i> Turcz.							4	
		<i>Dysphania</i> R. Br.								10
		<i>Einadia</i> Rof.								6
		<i>Rhagodia</i> R. Br.								11
		<i>Sclerobliton</i> Uibr.								1
		<i>Holmbergia</i> C. M. Hichen.						1		
		<i>Suckleya</i> A. Gray.					1			
		<i>Grayia</i> H. & A.					1			
	滨藜族 Atripliceae	<i>Archiatrilex</i> G. L. Chu	1							
		<i>Proatrilex</i> (Weber) Strtz & Chu					1			
		<i>Endolepis</i> Torr.					2			
		<i>Exomis</i> Fenzl							2	
		<i>Manochlamys</i> Aellen							1	
		<i>Microgynoecium</i> J. D. Hook.	1	1						
		<i>Zuckia</i> Standley					2			
		<i>Cremnophyton</i> Brullo & Pavone				1				
		<i>Spinacia</i> L.		2		1				
		<i>Halimione</i> Aellen		2	3	2				
		<i>Atriplex</i> L.	3	22	17	13	80	16	8	58
		<i>Sanniala</i>								1
	樟味藜族 Camphoros- meae	<i>Camphorosma</i> L.		3	4	2				
		<i>Kirilowia</i> Bunge		1						
		<i>Londesia</i> Fisch. & Mey.		1						
		<i>Pandesia</i> Fisch. & Mey.		2		1				
		<i>Kochia</i> Roth		9	4		3			
		<i>Bassia</i> All.		4	3	3	1			
		<i>Chenolea</i> Thunb.								
		<i>Maireana</i> Moq.								57

Cont.

亚科 Subfamily	族 Tribe	属 Genus	东亚区 East- ern Asia- tic Re- gion	中亚区 Cen- tral Asia- tic Re- gion	欧洲区 Euro- pe Re- gion	地中海区 Medit- erran- ean Re- gion	北美区 North Ameri- can Re- gion	南美区 South Ameri- can Re- gion	非洲区 Africa Re- gion	大洋 洲区 Oceania Re- gion
环 胚 亚 科	樟味藜族 Camphoros- meae	<i>Enchylaena</i> R. Br.								2
		<i>Babbagia</i> F. Muell.								4
		<i>Roycea</i> C. Gaudner								3
		<i>Didymanthus</i> Endl.								1
		<i>Malacocera</i> R. Anderson								4
		<i>Neobassia</i> A. J. Scott								2
		<i>Eriochiton</i> A. J. Scott								1
		<i>Eremophea</i> P. G. Wilson								2
		<i>Dissocarpus</i> F. Muell.								4
		<i>Threlkeldia</i> R. Br.								2
		<i>Osteocarpus</i> F. Muell.								5
		<i>Sclerolaena</i> R. Br.								62
		<i>Stelligera</i> A. J. Scott								1
		<i>Sclerochlamys</i> F. Muell.								1
	虫实族 Corispermee	<i>Corispermum</i> L.	5	26	12	1	4			
		<i>Anthochlamys</i> Fenzl		2						
		<i>Agriopyllum</i> Bieb.		5	2					
		<i>Axyris</i> L.	4	4	3					
		<i>Ceratocarpus</i> Bunge		2	1	1				
		<i>Ceratoides</i> (Tourn). Gagnebin	1	3	1	1	2			
	盐角 草族 Salicorn- nieae	<i>Kalidium</i> Moq.	5	2						
		<i>Salicornia</i> L.		1	7	2	9			
		<i>Halopeplis</i> Bunge		1	2	2			1	
		<i>Halocnemum</i> Bieb.		1	1	2				
		<i>Halostachys</i> C. A. Mey.		1	1					
		<i>Allenroifea</i> Kuntze					1			
		<i>Arthrocnemum</i> Moq.			3	2	1		15	
		<i>Heterostachys</i> Ung. -Sternb.						1		
		<i>Sarcocornia</i> A. J. Scott					?		?	3
		<i>Halosarcia</i> P. G. Wilson	1							23
		<i>Tegicornia</i> P. G. Wilson								1
		<i>Tecticornia</i> J. D. Hook.	1							3
		<i>Sclerostegia</i> P. G. Wilson								5
		<i>Pachycornis</i> J. D. Hook.								1
		<i>Microcnemum</i> Ung. -Sterb.			1	1				
		<i>Kalidiopsis</i> Aellen					1			
	多节草族 Polycnemeae	<i>Baolia</i> Kung & G. L. Chu	1							
		<i>Polycnemum</i> L.		4	4	4				
		<i>Nitrophila</i> S. Wats.					2	2		
		<i>Hemichroa</i> R. Br.								3
	Sarcobateae	<i>Sarcobatus</i> Ness				2				

Cont.

亚科 Subfamily	族 Tribe	属 Genus	东亚区 East- ern Asia- tic Re- gion	中亚区 Central Asia- tic Re- gion	欧洲区 Euro- pe Re- gion	地中海区 Medit- erran- ean Re- gion	北美区 North Ameri- can Re- gion	南美区 South Ameri- can Re- gion	非洲区 Africa Re- gion	大洋 洲区 Oceania Re- gion
螺 胚 亚 科	碱蓬族 Suaedeae	<i>Alexandra</i> Bunge		1						
		<i>Suaeda</i> Forsk.	5	20	14	7	17			2
		<i>Bienertia</i> Bunge		1	1					
		<i>Borczowia</i> Bunge		1						
		<i>Hypocylis</i> Wolos.								
		<i>Schanginia</i> C. A. Mey.				2				
	猪毛菜族 Salsola	<i>Nanophyton</i> Less		1	1					
		<i>Halanthium</i> C. Koch		1	3	3				
		<i>Petrosimonia</i> Bunge		10	7	2				
		<i>Gamanthus</i> Bunge		3						
		<i>Traganum</i> Del.				1				
		<i>Salsola</i> L.	5	40	25	13	2		10	
		<i>Noaea</i> Moq.			1	2				
		<i>Aellenia</i> Ulbrich		4		3				
		<i>Rhophidophyton</i> Iljin		1						
		<i>Horaninowia</i> Fisch. & Mey.		3						
		<i>Seidlizia</i> Bunge		1	1	1				
		<i>Ofaiston</i> Rafin.		1	1					
		<i>Girgensohnia</i> Bunge		3	1	1				
		<i>Anabasia</i> L.		17	4	3				
		<i>Arthrophytum</i> Schrenk		8						
		<i>Iljinia</i> Korov.		1						
		<i>Haloxylon</i> Bunge		2	1	3				
		<i>Hammada</i> Iljin		3		2				
		<i>Halocharis</i> Moq.		11	1	1				
		<i>Halimocnemis</i> C. A. Mey.		1						
		<i>Halotis</i> Bunge		1						
		<i>Piptoptera</i> Bunge	1	1						
		<i>Cyathobasis</i> Aellen				1				
		<i>Nucularia</i> Battand				1				
		<i>Helicilla</i> Moq.				1				
		<i>Gyroptera</i> Bochantsev								
		<i>Halogeton</i> C. A. Mey.	1	2	2	1				
		<i>Halarchon</i> Bunge								
		<i>Agathophora</i> (Fenzl.) Bunge				3				
		<i>Sympegma</i> Bunge	1	1						
		<i>Cornulaca</i> Del.		1		4				
		总属数 Total genera	17	51	36	39	23	5	8	29
		特有属数 Endemic genera	3	12	1	8	11	3	3	23
		特有属占该区总属数的百分数 endemic genera/total genera (%)	18	23.5	2.8	20.5	48	60	37.5	79.3

Information from following references: 孔宪武等, 1979; Bunge, 1880; Grubov, 1966; Hooker, 1890; Iljin, 1936; Moquin, 1849, 1840; Staandley, 1916; Tutin, 1964; Ulbrich, 1934; Wilson, 1984.

亚科的多节草族一致,所以猪毛菜族可能也是由多节族植物分化出来的一群。

2 属的分布与进化

2.1 各区属数的比较 根据藜科植物现代的分布格局,参照 A. Takhtajan 的世界区系分区和 Osmond (1980)所采用的分区,将全球划作 8 个地区。藜科各属在各区的分布如表 1(不包括外来属)。按照各区属数的多少排列是:中亚区(51)、欧洲区(36)、地中海区(39)、大洋洲区(29)、北美区(17)、东亚区(23)、非洲区* (8)、南美区(6)。可见中亚区的属数占第一位,其次是欧洲区、地中海区、大洋洲区和东亚区。

2.2 各区特有属的比较 按照各区特有属的多少排列是:大洋洲(23),占本区总属数的 79.3%;中亚区(12),占本区总属数的 23.5%;北美洲(11),占本区总属数的 48%;地中海区(8),占本区属数的 20.5%;非洲区(3),占本区总属数的 35.2%;南美洲(3),占本区总属数的 60%;东亚区(3),占本区总属数的 18%;欧洲区(1),占欧洲总属数的 2.8%。

2.3 间断分布属的分析 在藜科植物分布上,海洋间断的属有滨藜属 *Atriplex* L.、藜属 *Chenopodium* L.、碱蓬属 *Suaeda* Forsk.、绿绒藜属 *Ceratoides* (Tourn.) Gagnebin、虫实属 *Corispermum* L.、地肤属 *Kochia* Roth、盐角草属 *Salicornia* L. 和 *Monolepis* Schrad 属。其中滨藜属和藜属在欧亚大陆、北美洲、南美洲、南部非洲和大洋洲均有一定数目的特有种。碱蓬属虽在各大洲都出现,但除在欧亚大陆和北美洲有多数特有种外,其它各洲仅有个别的海岸生种类。猪毛菜属主要在欧亚大陆,南部非洲和北美洲仅出现少数种。地肤属、虫实属、盐角草属和 *Monolepis* 属仅为欧亚大陆和北美洲所共有。

2.4 原始属的分析 藜科与苋科和番杏科有着较密切的关系。平行进化是藜科的主要演化特征。因此,藜科各族间大多没有直接的亲缘联系。在分析藜科植物系统关系时,作者依据以下主要性状的进化趋势来确定:胚半环形、环形到胚螺旋形;花两性到杂性、单性;雌雄同株到雌雄异株;花被发达至花被变为膜质乃至消失;花被 5 裂到花被 2~4 裂,或花被特化变形;花被片背面无附属物到花被背面具翅状、刺状附属物;花药先端无附属物到花药药隔实出乃至变成泡状或囊状附属物;果皮环状周裂到果皮不规则开裂;叶互生到叶对生;扁平形叶到半圆柱形叶乃至叶消失;苞片叶状到特化形;毛被物由单细胞的泡状毛到柔毛、分枝状毛;叶具一般双子叶植物的解剖构造到叶具 Kranz 的维管束解剖结构,即碳 3 植物到碳 4 植物;茎无节间到茎具节间。根据上述性状分析,各族现存最原始的属是, *Hablitzia* M. B. 是千针苋族的原始属,藜属 *Chenopodium* L. 是藜族的原始属,始滨藜属 *Archiatriples* G. L. Chu 是滨藜族的原始属,樟味藜属 *Camphorosma* L. 是樟味藜族的原始属,虫实属 *Corispermum* L. 系虫实族的原始属,盐爪爪属 *Kalidium* Moq. 为盐角草族的原始属,苞藜属 *Baolia* Kung & G. L. Chu 为多节草族的原始属, *Alexandra* Bunge 可能是碱蓬族的原始属,而猪毛菜族的原始属可能是小蓬属 *Nanophyton* Less.

2.5 藜科植物在中国各省区或地区的分布 中国有藜科植物 38 属 184 种(不包括外来种属)。表 2 是在各省区或地区的分布情况,依照种数的多少排列如下:新疆(153/34**),

* 指非洲南部。

** 分母代表属数,分子代表种数。

甘肃(67/21)、青海(45/16)、内蒙古(42/15)、宁夏(35/13)、辽宁(30/10)、黑龙江(30/10)、河北(29/11)、陕西(27/13)、西藏(27/10)、吉林(23/9)、山西(22/10)、中南区(17/7)、华东区(13/6)、四川(13/4)、云南(8/3)、贵州(5/2)。显然,新疆无论属数和种数都居全国首位。

3 讨论

3.1 分布区中心和起源地 从表1中可以看出,藜科在中亚地区共有51属,占总属数的44.5%,隶属于9个族,无论从属的多度和属在该类群系统演化中的多样性来看都高于其它各区,因此,中亚区应该是现存藜科植物的分布中心。欧洲和地中海区虽也有较多的属,但与中亚地区在地理上没有隔离,应该看作同一区系。北美洲共有23属,约180种,其中特有属11个,占该区总属数的48%,大洋洲共30属,约290种,其中特有属23个,占该区总属数的79.3%,这两区是8个区中特有属最多的两个区。根据本科各属系统发育和地理分布分析,该两区的特有属的全部或者多数带有新特有属的性质,因此作者认为北美洲的美国西部和大洋洲的澳大利亚是两个次生分布中心。

但是藜科植物究竟起源于何处?应作具体分析。欧亚大陆保持着现存12个族中的11个,共60属,北美洲保持着10个族,共21属,南美5个族,8属,南部非洲6族10属,大洋洲6个族29属。欧亚大陆无论从族的数目和属的数目都居首位。同时,现存滨藜族的最原始属——始滨藜属,千针苋族的最原始属——*Hablitzia* M. B., 虫实族的最原始属——虫实属,樟味藜族的最原始属——樟味藜属,盐角草族的最原始属——盐爪爪属,多节草族的最原始属——苞藜属,碱蓬族的最原始属——*Alexandra* Bunge 和猪毛菜族的最原始属——小蓬属均在欧亚大陆,甜菜族为欧亚大陆特有族。这显示出欧亚大陆藜科区系的古老性,是北美大陆、非洲大陆、南美大陆和大洋洲大陆都不能比拟的,因此藜科植物起源于欧亚大陆这一点是毋庸置疑的。上面我们谈过藜科植物的产生与干旱气候有关。从地史上看,在白垩纪前这块陆地大部分为古地中海所占据。当时的古地中海地区就是干旱温暖的气候,因此当原始的藜科植物在这块古陆诞生之后,在古地中海沿岸这样干旱的气候条件下分化出了藜科植物好像是顺理成章的事。新近在我国四川北部发现的滨藜族的最原始属——始滨藜属和在甘肃南部发现的多节草族的最原始属——苞藜属以及生长在青藏高原的小果滨藜属都是残存在森林、草原地区适应湿润环境的藜科植物。因此,我们有理由这样推论,原始的藜科植物在当时古地中海的东岸即华夏陆台(或中国的西南部)发生,然后向干旱的古地中海沿岸迁移、分化,诞生了藜族、滨藜族、樟味藜族、盐角草族等环胚亚科主要族的原始类群,其后随着古大陆的解体、漂移,被带到了各大陆,并在各大陆繁衍、分化和经历气候的变迁,形成了现今的区系主体特征和分布格局。

3.2 起源时间 众所周知,藜科植物是从毛茛目演化出来的,是在半干旱气候下诞生的。现存藜科植物的四个族,即滨藜族、藜族、樟味藜族和盐角草族在欧亚大陆、北美洲、南美洲、非洲南部和大洋洲都得到强烈分化。如滨藜族在欧亚大陆有5属,在北美洲有4属,南部非洲有3属。其中滨藜属 *Atriplex* L. 在北美洲和大洋洲也得到充分的分化和发展,分别各有80种和58种,这种海洋间断可能是地质剧变所造成的。同时,大洋洲和南美洲除有少数海岸生的碱蓬属种类外没有螺胚亚科的属,而欧亚大陆螺胚亚科的属非常丰富。螺胚亚科的猪毛菜族和碱蓬族未能到达大洋洲和南美洲,说明螺胚亚科是在大洋洲脱离

表 2 藜科植物在中国
Table 2 The distribution of septic number of

属 Genera	云南 Yunnan	贵州 Guizhou	西藏 Xizang	四川 Sich- uan	华东 East China	中南 South and Central China	河北 He bei
千针苋属 <i>Acroglchin</i> Schrad.	1	1	1	1	1		
藜属 <i>Chenopodium</i> L.	6	4	7	9	8	7	8
始滨藜属 <i>Archiatrilex</i> G. L. Chu				1			
小果滨藜属 <i>Microgynoecium</i> J. D. Hook.			1				
<i>Halimione</i> Aellen							
滨藜属 <i>Atriplex</i> L.			1		1	1	4
樟味藜属 <i>Camphorosma</i> L.							
棉藜属 <i>Kirilovia</i> Bunge							
绒藜属 <i>Londesia</i> Fisch. & Mey.							
兜藜属 <i>Pandera</i> Fisch. & Mey.							
绿绒藜属 <i>Ceratoides</i> Gagnebin.			2				1
地肤属 <i>Kochia</i> Roth			1				1
雾冰藜属 <i>Bassia</i> All.			1			1	1
虫实属 <i>Corispermum</i> L.			7			1	5
沙蓬属 <i>Agriophyllum</i> Bieb.							1
轴藜属 <i>Axyris</i> L.	1		2		1		2
角果藜属 <i>Ceratocarpus</i> L.							
盐爪爪属 <i>Kalidium</i> Moq.							2
盐角草属 <i>Salicornia</i> L.						1	1
盐千层菜属 <i>Halopeplis</i> Bunge							
盐节木属 <i>Halocnemum</i> Bieb							
盐穗木属 <i>Halostachys</i> C. A. Mey.							
苞藜属 <i>Baolia</i> Kunge & G. L. Chu							
多节草属 <i>Polycnemum</i> L.							
碱蓬属 <i>Suaeda</i> Forsk			2		1	3	3
异子蓬属 <i>Borsczowia</i> Bunge							
小蓬属 <i>Nanophyton</i> Less							
叉毛蓬属 <i>Petrosimonia</i> Bunge							
猪毛菜属 <i>Salsola</i> L.				1	1	3	
对节刺属 <i>Horaninovia</i> Fisch. & Mey							
对叶盐蓬属 <i>Girgensohnia</i> Bunge							
假木贼属 <i>Anabasis</i> L.							
节节木属 <i>Arthrophytum</i> Schrenk							
戈壁藜属 <i>Iljinia</i> Korov							
梭梭属 <i>Haloxyton</i> Bunge							
盐蓬属 <i>Halimocnemis</i> C. A. Mey.							
盐生草属 <i>Halogeton</i> C. A. Mey.							
台头草属 <i>Sympegma</i> Bunge							
单刺蓬属 <i>Cornulaca</i> Del.							
总属数 Total Genera	3	2	10	4	6	7	11
总种数 Total Species	8	5	25	12	13	17	29

各省(区)分布的种数

Chenopodiaceae in Provinces (Regions) in China

山西 Shanxi	陕西 Shaanxi	内蒙古 NeiMon gol	甘肃 Gansu	青海 Qinghai	宁夏 Ningxia	新疆 Xinjiang	辽宁 Liaoning	吉林 Jilin	黑龙江 Heilong jiang
1	1		1						
9	11	9	14	9	7	14	8	7	9
			1	1					
						1			
2	4	4	5	5	2	13	3	4	3
						2			
						1			
						1			
						1			
1	1	2	3	2		3	1	1	1
	1	1	3	1	2	6	1	1	1
1	1	1	2	1		3	1	1	1
	1	6	6	4	3	6	11	5	8
1	1	1	1	1	1	3	1	1	1
2	1	2	2	3		3	1	1	2
						1	1		
	2	3	3	2	3	5			1
1	1	1	1	1	1	1	1		
						1			
						1			
			1			1			
			1						
						1			
3	2	3	8	4	6	18	2	2	3
						1			
						1			
						3			
		6	9	8	6	29			
						1			
						1			
		1	2		1	9			
						3			
						1			
		1	1	1	1	2			
						3			
1	1	1	1	1	1	2			
			1	1	1	1			
			1						
10	13	15	21	16	13	34	10	9	10
22	28	42	67	45	35	153	30	23	30

南美-非洲古陆,南美洲离开非洲之后才在欧亚大陆发生的。北美洲螺胚亚科的特有族 *Sarcobateae* 与上述螺胚亚科的猪毛菜族和碱蓬族有着不同的起源,它们的花分化成单性,且无小苞片。它们是在北美洲脱离欧亚大陆之后在北美洲起源的。北美洲和非洲南部虽然出现猪毛菜属的少数种,但未得到很大的分化和发展,这显然是通过陆地迁移途径由欧亚大陆到达非洲南部和北美洲的。以上事实可以说明,环胚亚科的藜族、滨藜族、樟味藜族和盐角草族四个族能在欧亚大陆、北美洲、南美洲、南部非洲和大洋洲同时得到强烈分化,说明这四个族的原始类群诞生于北美洲脱离欧洲之前。印度除少数海岸生藜科植物外,没有南部非洲的藜科成分,显示印度板块在侏罗纪离开非洲时,藜科植物在非洲尚未发展起来。此外,在滨藜族中,滨藜属是最进化的一群,它们雌花的花被已经完全消失,子房由 2 枚特化的苞片包被着。但亚洲的始滨藜属的苞片还是单一的叶状苞片,每苞片的基部生数个具花被的雌花。北美洲的 *Proatriplex* (Weber) Stutz & Chu 属的雌花虽由 2 个苞片包被,但在两个苞片之间还着生数个具花被的子房,北美洲另一个属 *Endolepis* Torr. 的雌花的两个苞片间只生一个子房,但仍残存着 3~4 个膜质的花被片。南部非洲也有两个属(*Exomis* Fenzl 和 *Monochlamys* Aellen)的雌花仍保留着退化的花被。这一点显示着滨藜族植物演化阶段在各大陆的连续性和一致性。综上所述,根据大陆漂移学说,白垩纪初,约 1.2 亿万年前,冈瓦纳和劳亚古陆进一步解体时期很可能就是原始藜科植物诞生的时代。近代的化石孢粉学的研究表明,与藜科植物花粉有亲缘关系的多孔粉在早白垩纪下统地层中即已普遍地出现并趋于繁盛(Muller, 1981),到晚白垩纪的 Maestrichtian 和第三纪类似现代藜属、地肤属植物的多孔藜粉已非常丰富。这无疑是对藜科植物起源于早白垩纪推论的佐证。原始的藜科植物产生之后迅速向地中海沿岸扩展、分化,形成了环胚亚科的几个族的原始类群,随着各大陆的漂移,这些原始类群的植物被带到各大陆,然后在各大陆繁衍、分化、形成各自的新衍生群。

3.3 迁移途径 除地质剧变,大陆漂移使藜科植物有如此大的海洋间断之外,藜科植物通过陆地传播而形成的间断也是普遍存在的。如猪毛菜属、虫实属、地肤属等这几个欧亚大陆的属在北美出现个别的种,猪毛菜属在南部非洲也出现一些种,北美洲的属 *Monolepis* Schnad. 在东西伯利亚有一个替代种 *M. asiatica* Fisk. & Mey., 这些属的种迁移到新的地方之后只在种的等级上发生微弱的分化。其传播路线(图 10)有:

- (1) 地中海沿岸→北部非洲→南部非洲。
- (2) 地中海沿岸→欧洲→冰岛→格陵兰→北美洲→南美洲。
- (3) 地中海沿岸→亚洲→白令陆桥→北美洲→南美洲。
- (4) 地中海沿岸→东南亚→大洋洲。

3.4 现代分布式样的形成及其原因 藜科植物所形成的间断分布也是地球上地质剧变和气候变迁的反映。除大陆变迁,冈瓦纳和劳亚古陆的解体,大洋洲和非洲的分离,非洲和南美洲分离,印度板块脱离非洲以及北美洲脱离欧亚大陆,将原始的藜科植物带到了各大陆,形成了海洋分割的间断之外,气候的变迁,特别是第三纪和第四纪北半球的冰川作用,和大洋洲、北美洲的海浸,对藜科植物也有一定的影响。藜科的许多原始类群在欧亚大陆已经灭绝,仅在我国西南还保存个别孑遗种。前面提到,在北美洲,螺胚亚科的特有族 *Sarcobateae* 在起源上与螺胚亚科的其它两个族即猪毛菜族和碱蓬族毫无关系,而与北美

洲的 *Grayia* H. & A. 和驼绒藜属有着相似性,但中间类型已经灭绝,看不出它们之间直接联系。大洋洲仅有个别海岸生的碱蓬属的种。这些种是如何跨越海洋由亚洲迁移到澳洲的,有人曾提出澳洲大陆曾一度靠近亚洲。这或许是造成藜科这种微弱联系的原因。

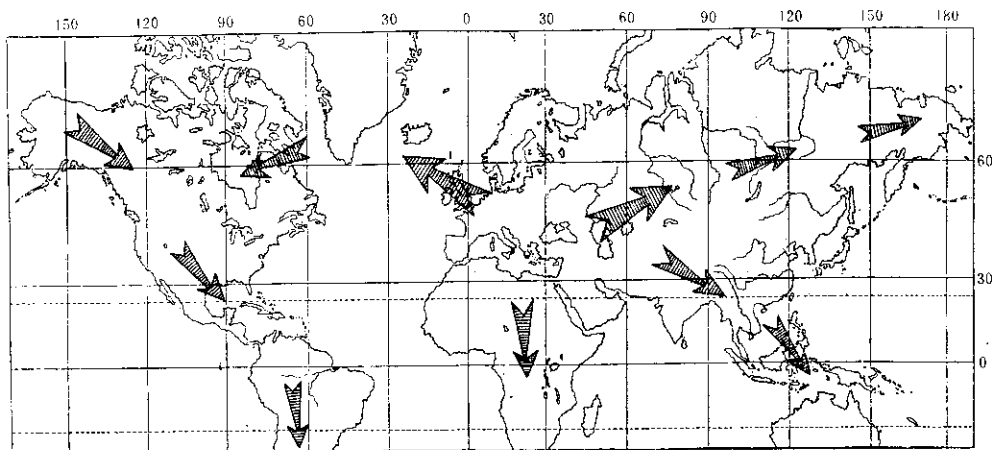


图 10 藜科散布路线示意图
Fig. 10 Dispersal routes of Chenopodiaceae

3.5 中国藜科植物区系问题 新疆无论属数和种数都居全国之冠,其次是甘肃、青海、内蒙古及东北地区,这说明我国的藜科植物区系是中亚藜科植物区系的一部分。但单刺蓬属 *Cornulaca* Del. 是地中海沿岸的属,广阔的中亚地区没有这个属的存在,而在我国宁夏的阿拉善左旗和甘肃民勤出现了阿拉善单刺蓬 *C. alaschnica* Tsien & G. L. Chu, 这一间断可能是古地中海退缩时残存下来的后代或者是冰川时期残存下来的。此外我国东南沿海的藜科植物与中亚藜科植物区系无直接的联系。生于海南省的南方碱蓬 *Suaeda australis* Moq. 和大洋洲海岸藜科植物有联系。生于东南沿海的匍匐滨藜 *Atriplex regens* Roth 也分布于印度海岸,这种联系的渊源应另作分析。

参 考 文 献

- 孔宪武,朱格麟,简焯坡等. 1978. 中国藜科植物. 植物分类学报, **16** (1): 99~123
 孔宪武,简焯坡. 1979. 藜科. 中国植物志. 第 25 卷第 2 分册. 北京: 科学出版社
 朱格麟. 1988. 中国藜科的一个新分布属——多节草属. 西北师范学院学报(自然科学版) 专辑, **1**: 48~49
 吴鲁夫著,仲崇信等译. 1960. 历史植物地理学引论. 北京: 科学出版社
 吴征镒. 1979. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究, **1** (1): 1~20
 路安民. 1982. 论胡桃科植物的地理分布. 植物分类学报, **20** (3): 257~274
 Aellen P. 1938. Halimione Aellen. eine rehabilitierte Chenopodiaceen Gattung. Verh Naturf Gesellsch in Basel, **49**: 118~137
 Aellen P. 1939. Exomis und Manochlamys in Sudafrika. Bot Jahrb, **70**: 373~381
 Aellen P. 1940. Die Atriplex-Arten des Orients. Bot Jahrb, **71**: 1~66
 Aellen P. 1972. *Fadenia*——a new genus of Chenopodiaceae from tropical Africa. Kew Bull, **27** (3): 501~503
 Botschantzev V. 1974. A synopsis of *Salsola* (Chenopodiaceae) from S. and SW Africa. Kew Bull, **29** (3): 597~614

- Brullo S. Pavone P. 1987. *Cremnophyton lanfrancoi*: a new genus and species of Chenopodiaceae from Malta. *Candollea*, **42**: 621~625
- Bunge A. 1862. *Anabasearum Revisio*. Mem. Acad Imper Soi. St-Petersb. ser 7, **4**(11): 1~120
- Bunge A. 1880. *Enumeratio Plantaginearum Salsolacearumque Chentrasiatioarum* Act Hort Petrop. **6**: 392~394. 403~459
- Chu G L. 1987. *Archiatrilex*. A new Chenopodiaceous genus from China. *Journ Arn Arb*, **68**(3): 461~469
- Frankton C. Bassett I J. 1968. The genus *Atriplex* in Canada. I. three introduced species: *A. heterosperma*, *A. oblongifolia*, *A. hortensis*. *Canad Journ Bot*, **46**: 1309~1313
- Grubov V I. 1966. Chenopodiaceae. *Plantae Asiae Centralis*. Vol 2. Moscow, 8~119
- Hall H. Clement F E. 1923. *The Phylogenetic Method in Taxonomy*. Washington: Carnegie Institute of Washington, 235~246
- Hooker J D. 1890. *The Flora of British India*. London: L. Reeve & Co., **5**: 1~21
- Ilijin M. 1936. Chenopodiaceae. In: Komarov V L ed. *F1. URSS*. Moscow, **6**: 2~354
- Moquin A 1849. Chenopodiaceae. In: DC ed. *Prodr*, **3**(2): 41~168
- Mulgura de Romero, Maria E. 1981. Contribuciones al estudio del genero *Atriplex* (Chenopodiaceae) en la Argentina. I. *Darwiniana*, **23**(1): 119~150
- Muller, J. 1981. Fossil pollen record of extant angiosperms. *Bot Rev*, **47**(1): 88
- Muschler R. 1970. *A Manual Flora of Egypt (Chenopodiaceae)*. Wheldon & Wesley. Ltd and S-H Serrice Agency, Inc. 268~303
- Ozenda P. 1983. *Flora Du Sahara (Chenopodiaceae)*. Paris: Center National De La Recherche Scientifique, 221~239
- Phillips E P. 1951. *The Genera of South African Flowering Plants*. Pretoria: Cape Times Ltd., **1**: 268~273
- Sanddrson S C. Chu G L. McArthur E D *et al.*, 1988. Evolutionary loss of flavonoids and other chemical characters in Chenopodiaceae. *Biochemical Systematic and Ecology*, **16**(2): 143~149
- Savulescu A T. 1952. *Flora Reipublicae Popularis Romaniae*. Editio Academiae Reipublicae Popularis Romanicae, **1**: 478~583
- Scoggan H J. 1978. *The Flora of Canada*. Ottawa: National Museum of Canada, **3**: 641~657
- Standley P C. 1916. Chenopodiaceae. *North American Flora*. New York Botanical Garden, **21**(1): 3~92
- Stutz H C. Sanderson S C. McArthur, E D *et al.*, 1987. Chromosome races of *grayia brandegei* (Chenopodiaceae). *Madrono*, **34**(2): 142~149
- Stutz H C. Chu G L. Sanderson S C. 1993a. Resurrection of the genus *Endolepis* and classification of *Atriplex pigllostegia* (Chenopodiaceae). *Am Journ Bot*, **80**(5): 592~597
- Stutz H C. Chu G L. 1993b. *Atriplex minuticarpa* (Chenopodiaceae). A new species from eastern Utah. *Madrono*, **40**(3): 161~165
- Stutz H C. Chu G L. 1993c. *Atriplex persistens* (Chenopodiaceae). A new species from California. *Madrono*, **40**(4): 209~213
- Takhtajan A. 1969. *Flowering Plants: Origin and Dispersal*. Edinburgh: Oliver & Boyd
- Tutin T G 1964. Chenopodiaceae. *Flora Europaea* Cambridge: The University Press, **1**: 90~108
- Ulbrich E. 1934. Chenopodiaceae. In: Engler A & Prantl K eds. *Die Naturlichen Pflanzenfamilien*. 2nd ed. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 16c379~584
- Wilson P G. 1984. Chenopodiaceae. *Flora of Australia*. Canberra: Australian Gorenment Publishing Service, **4**: 81~330